

Ulrich Gaël BOUKA DIPELET^{1,2}
Charles DOUMENGE^{2,3}
Jean Joël LOUMETO¹
Jacques FLORENCE⁴
Christelle GONMADJE⁵
Doyle McKEY⁶

¹ Université Marien Ngouabi
Faculté des sciences
Laboratoire de botanique et écologie
BP 69, Brazzaville
Congo

² Cirad
Unité de recherche Forêts et Sociétés
Campus international de Baillarguet
34398 Montpellier cedex 5
France

³ Forêts et Sociétés
Univ Montpellier
CIRAD
Montpellier
France

⁴ Muséum national d'histoire naturelle
Herbier national
Case postale 39
57, rue Cuvier
75231 Paris cedex 05
France

⁵ Université de Yaoundé I
Département de biologie végétale
BP 812, Yaoundé
Cameroun

⁶ CEF, UMR 5175, CNRS
University of Montpellier
University Paul Valéry, EPHE
SupAgro Montpellier
INRA, IRD Montpellier
France

Auteur correspondant /
Corresponding author:
Ulrich Gaël Bouka Dipelet –
ulrichbouka@yahoo.fr

Des confusions entre espèces préjudiciables à la gestion durable des essences forestières : l'exemple des acajous d'Afrique (*Khaya*, Meliaceae)



Photo 1.

Fruits (capsules) de *Khaya anthotheca*, récoltés dans la région de la Sangha, République du Congo.
Photo A. P. Missamba-Lola.

Doi : 10.19182/bft2019.339.a31714 – Droit d'auteur © 2018, Bois et Forêts des Tropiques – © Cirad – Date de soumission : 12 février 2018 ;
date d'acceptation : 30 octobre 2018 ; date de publication : 30 janvier 2019.



Licence Creative Commons :
Attribution - Pas de Modification 4.0 International.
Attribution-NoDerivatives 4.0 International (CC BY-ND 4.0)

Citer l'article / To cite the article

Bouka Dipelet U. G., Doumenge C., Loumeto J. J., Florence J., Gonmadje C., McKey D., 2019. Des confusions entre espèces préjudiciables à la gestion durable des essences forestières : l'exemple des acajous d'Afrique (*Khaya*, Meliaceae). Bois et Forêts des Tropiques, 339 : 17-32. Doi : <https://doi.org/10.19182/bft2019.339.a31714>

RÉSUMÉ

Des confusions entre espèces préjudiciables à la gestion durable des essences forestières : l'exemple des acajous d'Afrique (*Khaya*, Meliaceae)

Les espèces du genre *Khaya* procurent l'un des bois les plus prisés du continent africain. Elles sont commercialisées sous l'appellation « acajou d'Afrique » depuis environ deux siècles. En Afrique continentale, on reconnaît actuellement quatre espèces morphologiquement proches : *Khaya anthotheca*, *K. grandifoliola*, *K. ivorensis* et *K. senegalensis*. Le nombre de taxons du genre *Khaya* a varié au cours du temps et la délimitation de ces taxons n'est pas sans avoir des implications sur les stratégies de conservation et de gestion durable des espèces. L'objectif du travail présenté ici est de s'assurer de la délimitation de ces espèces sur la base d'un bilan des connaissances actuelles en taxonomie, génétique, écologie et chimiotaxonomie. Les données disponibles ne permettent pas toujours de séparer sans ambiguïté les quatre acajous d'Afrique continentale. Elles permettent toutefois d'avancer que *K. ivorensis*, *K. grandifoliola* et *K. senegalensis* seraient des espèces à part entière mais dont les limites taxonomiques doivent encore être précisées. *Khaya nyasica* serait également une espèce qui devrait être séparée de *K. anthotheca*. Au sein de cette dernière, plusieurs chémotypes ont été identifiés, ce qui suggère que ce taxon pourrait recouvrir un ensemble plus complexe d'au moins deux autres taxons dont le rang spécifique ou sous-spécifique reste à préciser. Des recherches morphométriques, génétiques et écologiques doivent être développées afin de clarifier le statut systématique et l'histoire évolutive de ces divers taxons, en vue de formuler des recommandations appropriées pour la gestion durable des acajous d'Afrique.

Mots-clés : acajous d'Afrique, *Khaya*, taxonomie, morphologie, écologie, génétique, essences forestières, gestion durable et exploitation, Afrique.

ABSTRACT

Adverse effects of confusion between forest species on sustainable management: the example of African mahoganies (*Khaya*, Meliaceae)

Species of the genus *Khaya* produce some of Africa's most valuable timber. For two centuries, these species have all been traded as "African mahogany". On the African continent, four different but morphologically similar species are now recognised: *Khaya anthotheca*, *K. grandifoliola*, *K. ivorensis* and *K. senegalensis*. The number of taxa included in the genus *Khaya* has varied over time, and the way these taxa are distinguished has implications for the development of sustainable management strategies for the different species. The aim of the study described in this article was to make sure that these species are distinguished on the basis of up-to-date knowledge on taxonomy, genetics, ecology and chemotaxonomy. Although the data available do not always suffice to clearly distinguish between the four mahogany species on the African continent, they do indicate that *K. ivorensis*, *K. grandifoliola* and *K. senegalensis* are probably distinct species whose taxonomic limits are yet to be clearly defined. It also seems that *Khaya nyasica* should be distinguished from *K. anthotheca*. Several chemotypes have been identified in the latter, suggesting that it could in fact cover a more complex group including at least two other taxa whose rank as species or sub-species is yet to be determined. Morphometric, genetic and ecological studies need to be developed to clarify the systemic status and evolutionary history of these different taxa, in order to formulate appropriate recommendations for the sustainable management of African mahoganies.

Keywords: African mahoganies, *Khaya*, taxonomy, morphology, ecology, genetics, forest tree species, sustainable management and logging, Africa.

RESUMEN

Confusiones entre especies perjudiciales para la gestión sostenible de las especies forestales: el ejemplo de las caobas de África (*Khaya*, Meliaceae)

Las especies del género *Khaya* proporcionan uno de los bosques más apreciados del continente africano. Se comercializan bajo la denominación «caoba de África» (acajou d'Afrique) desde hace unos dos siglos. En África continental se reconocen actualmente cuatro especies morfológicamente cercanas: *Khaya anthotheca*, *K. grandifoliola*, *K. ivorensis* y *K. senegalensis*. El número de taxones del género *Khaya* ha variado con el curso del tiempo y la delimitación de estos taxones no está libre de implicaciones sobre las estrategias de conservación y de gestión sostenible de las especies. El objetivo del trabajo presentado es asegurar la delimitación de estas especies según un balance de los conocimientos actuales en taxonomía, genética, ecología y quimiotaxonomía. Los datos disponibles no permiten separar sin ambigüedad las cuatro caobas de África continental. Permiten, no obstante, avanzar que *K. ivorensis*, *K. grandifoliola* y *K. senegalensis* serían especies de pleno derecho, aunque sus límites taxonómicos todavía deben ser precisados. *Khaya nyasica* también sería una especie que debería separarse de *K. anthotheca*. Dentro de esta última, se han identificado varios quimiotipos, lo que sugiere que este taxón podría abarcar un conjunto más complejo de al menos dos otros taxones cuyo rango específico o subespecífico todavía no se ha precisado. Deben desarrollarse investigaciones morfométricas, genéticas y ecológicas para clarificar el estatus sistemático y la historia evolutiva de estos taxones, en vistas a formular recomendaciones apropiadas para la gestión sostenible de las caobas de África.

Palabras clave: caobas de África, *Khaya*, taxonomía, morfología, ecología, genética, especies forestales, gestión sostenible y explotación, África.

Introduction

Les forêts tropicales africaines renferment une importante diversité biologique (Sosef *et al.*, 2017). L'homme utilise ces vastes ressources depuis plusieurs centaines voire des milliers d'années, tant pour des usages traditionnels que commerciaux, y compris à l'échelle internationale (De Wasseige *et al.*, 2012). Certaines espèces ont ainsi fait l'objet d'une exploitation industrielle pour la production de bois d'œuvre depuis le XVII^e siècle (Sawyer, 1996). Très vite, il est apparu que si diverses essences forestières recherchées pour la qualité de leur bois correspondaient bien à une espèce botanique (par exemple l'okoumé, *Aucoumea klaineana* Pierre, Burseraceae), dans de nombreux cas, plusieurs espèces botaniques ou plusieurs genres pouvaient être confondus sous un seul nom d'essence forestière et considérés ainsi comme une seule entité. C'est le cas de plusieurs Sapotaceae confondues sous l'appellation *aniégré* et de diverses Fabaceae-Caesalpinioideae confondues sous l'appellation *andoung* (Détienne, 1979, 1991 ; Wieringa, 1999 ; Mboma, 2012 ; Gérard *et al.*, 2016).

Les caractères relatifs à la qualité des bois sont les plus importants pour les négociants car ils déterminent l'usage et la valeur commerciale de ces bois. Le regroupement de plusieurs espèces sous un nom unique d'essence forestière peut toutefois masquer des propriétés physico-chimiques et des qualités de bois différentes (Wieringa, 1999), ce qui peut s'avérer trompeur pour l'utilisateur final. De plus, ce regroupement peut donner de fausses indications sur l'abondance des espèces et engendrer une forte pression d'exploitation sur des taxons fragiles – confondus avec des taxons largement répandus – qui pourraient être surexploités ou même disparaître du fait de leur rareté ou de leur répartition géographique restreinte (Dainou *et al.*, 2016). Ces confusions peuvent s'avérer préjudiciables à la fois pour les utilisateurs finaux et pour la gestion durable des ressources forestières et de la biodiversité dans son ensemble (Helgason *et al.*, 1996).

À ce problème de confusion d'espèces sous une appellation commerciale unique se superpose celui de la délimitation des espèces botaniques, l'un des objectifs majeurs de la systématique. Cette délimitation est souvent confrontée à la définition même de « l'espèce », ce qui a mené au développement de nombreuses méthodes et concepts, dont ceux d'espèce morphologique (De Queiroz, 2007) et d'espèce biologique (Mayr, 1942).

Selon le concept morphologique, une espèce est définie comme un groupe d'individus partageant un ensemble de traits morphologiques (marqueurs morphologiques) similaires qui les distinguent des autres (De Queiroz, 2007). Cependant, dans certains cas, le regroupement des individus partageant des traits morphologiques communs n'est pas toujours évident car toute spéciation n'est pas forcément accompagnée d'une différenciation morphologique claire (Bickford *et al.*, 2007). Ainsi, pour séparer les espèces, la taxonomie numérique se base sur des analyses statistiques quantitatives ou qualitatives d'un maximum de caractères (Rieseberg *et al.*, 2006).

Selon le concept biologique, l'espèce se définit comme une unité isolée de manière reproductive (De Queiroz, 2007). Ce concept peut être désormais étudié à l'aide de marqueurs génétiques via les méthodes de regroupement bayésiennes qui permettent de déterminer si des groupes d'individus coexistant possèdent une barrière reproductive. Cependant, l'utilisation de ces méthodes pour la délimitation des espèces est onéreuse et peut être difficile à mettre en œuvre, en particulier lorsqu'il existe des cas d'hybridation ou d'introgession (Rieseberg et Willis, 2007 ; Duminil et Di Michele, 2009).

Cette double problématique, de difficulté de la délimitation des espèces et de confusion de ces espèces sous des appellations commerciales génériques, se retrouve parmi les « acajous d'Afrique » du genre *Khaya*, Meliaceae (APG III, 2009). Cette famille fournit certains des bois les plus prisés du continent, dont le bois d'acajou d'Afrique (De Wasseige *et al.*, 2012). Les espèces du genre *Khaya* sont exploitées industriellement pour leur bois depuis près de 200 ans (CTFT, 1959, 1988) et elles sont aussi largement employées dans la pharmacopée traditionnelle depuis des temps



Photo 2.
 Pied de *Khaya anthotheca* dans la région de l'Est,
 Mindourou, Cameroun.
 Photo U. G. Bouka Dipelet.

immémoriaux, dans le traitement de nombreuses affections telles que la variole, le paludisme, les fièvres, la jaunisse, les maux d'estomac, les rhumatismes, les dermatoses (CTFT, 1988 ; Kerharo et Bouquet, 1950).

Le terme « acajou » désignait originellement le genre *Swietenia* Jacq. du continent américain. Il a été étendu à l'Afrique, après la découverte de deux espèces, *K. senegalensis* (Desr.) A. Juss. et *Entandrophragma angolense* (Welw.) C. DC., initialement dénommées *Swietenia senegalensis* Desr. et *S. angolensis* Welw. Sur le marché du bois, ce terme a été ainsi longtemps appliqué aux genres *Swietenia* (acajous d'Amérique) et *Khaya* (acajous d'Afrique ; Normand, 1955) mais l'Association technique internationale des bois tropicaux (ATIBT) a attribué en 2016 les dénominations commerciales « mahogany » aux *Swietenia* et « acajou » aux seuls *Khaya* (ATIBT, 2016). En même temps, elle regroupe également sous le terme « acajou d'Afrique » le bois de trois espèces forestières (ou périforestières), *K. ivorensis* A. Chev., *K. anthotheca* (Welw.) C. DC. et *K. grandifoliola* C. DC., ne séparant explicitement que *K. senegalensis* sous le terme « acajou caïlcédrat » et *K. nyasica* Stapf ex Baker f. sous celui de « acajou umbaua ». Dans certains pays, une appellation commerciale locale est affectée individuellement aux trois espèces forestières : « acajou rouge » ou « acajou Bassam » pour *K. ivorensis*, « acajou blanc » pour *K. anthotheca* et « acajou à grandes feuilles » pour *K. grandifoliola* (CTFT, 1979). Une autre espèce est aussi dénommée « acajou », *K. madagascariensis* Jum. & H. Perrier, endémique de Madagascar et des Comores (CJBG et SANBI, 2012). En raison de la proximité morphologique des espèces et d'une importante variation phénotypique au sein de chacune d'elles, la délimitation des taxons a largement varié au cours du temps, depuis la publication de la *Flora of Tropical Africa* (Oliver, 1868), qui n'en retenait qu'une seule (*K. senegalensis*), jusqu'à l'*African Plant Database* (CJBG et SANBI, 2012) qui en retient aujourd'hui cinq : *K. anthotheca*, *K. grandifoliola*, *K. ivorensis*, *K. madagascariensis* et *K. senegalensis*. Nous ne traiterons ici que des quatre espèces de l'Afrique continentale, hormis donc *K. madagascariensis*.

Malgré leur importance économique et deux siècles environ d'exploitation industrielle (CTFT, 1979), il existe encore de nombreuses controverses sur le nombre d'espèces constituant le genre *Khaya* (Bouka et al., 2017). Il est donc nécessaire de clarifier la taxonomie et les caractéristiques écologiques des espèces du genre *Khaya* pour en favoriser l'identification et la traçabilité par les gestionnaires et les acteurs du marché des bois tropicaux. C'est ce qui constitue l'objectif du présent travail.

À travers une synthèse bibliographique, nous nous attacherons ainsi à répondre aux questions suivantes :

- les connaissances taxonomiques et génétiques actuelles sur les acajous permettent-elles de séparer clairement les espèces du genre *Khaya* ?
- les caractéristiques écologiques de ces espèces sont-elles bien différenciées ?
- quels sont les principaux axes de recherche qui nécessitent des efforts supplémentaires pour clarifier le statut des divers taxons et contribuer à leur gestion durable ?

Systématique des *Khaya*

Taxonomie et nomenclature

Le genre *Khaya* appartient à la sous-famille des Cedreloideae (APG III, 2009). La première espèce du genre a été décrite en 1808 par Desrousseaux sous le nom de *Swietenia senegalensis*, puis transférée dans le genre *Khaya* créé par A.H.L. de Jussieu en 1830 (De Jussieu, 1830). Ce genre fut nommé d'après l'appellation « caïlcédrat », par référence au nom ouolof *cail* (= *khay*), dont *K. senegalensis* tire son nom commercial (Chevalier, 1937 ; Aubréville, 1959). Actuellement, quatre espèces sont acceptées en Afrique continentale dans l'*African Plant Database* (tableau I ; CJBG et SANBI, 2012). Il s'agit de *K. anthotheca*, *K. grandifoliola*, *K. ivorensis* et *K. senegalensis*.

Du fait d'une importante variabilité phénotypique au sein de chaque espèce, générant une proximité morphologique entre elles, plusieurs taxons furent décrits et publiés, puis mis ultérieurement en synonymie de ces quatre espèces (tableaux I et II ; Aubréville, 1959 ; Voorhoeve, 1965 ; Styles et White, 1991 ; Bouka et al., 2017). C'est le cas, en particulier,

Tableau I.

Les espèces du genre *Khaya* présentes sur le continent africain et leur synonymie.

Espèces actuellement acceptées par CJBG et SANBI	Synonymes
<i>Khaya anthotheca</i> (Welw.) C. DC.	<i>Garretia anthotheca</i> Welw. (1859)
	<i>Khaya euryphylla</i> Harms (1902)
	<i>Khaya nyasica</i> Stapf ex Baker f. (1911)
	<i>Khaya mildbraedii</i> Harms (1917)
	<i>Khaya agboensis</i> A. Chev. (1928)
	<i>Khaya wildemanii</i> Ghesq. (1926)
<i>Khaya grandifoliola</i> C. DC.	<i>Khaya punchii</i> Stapf (1908)
	<i>Khaya grandis</i> Stapf (1908)
	<i>Khaya kerstingii</i> Engl. (1915)
	<i>Khaya dawei</i> Stapf (1929)
<i>Khaya ivorensis</i> A. Chev.	<i>Khaya klainei</i> Pierre ex Pellegr. (1911)
	<i>Khaya caudata</i> Stapf ex Hutch. & Dalziel (1928)
<i>Khaya senegalensis</i> (Desr.) A. Juss.	<i>Swietenia senegalensis</i> Desr. (1808)

Tableau II.

Clé d'identification des acajous du continent africain sur la base des caractères végétatifs.

Sources : adapté d'après Staner et Gilbert (1958), Aubréville (1950, 1959), et Styles et White (1991).

1a. Folioles largement elliptiques ou ovées-elliptiques (figure 1)	2a. Très grandes folioles, 3 à 5 paires (ordinairement 4), 10-25 × (5-) 6-10 cm ; nombreuses nervures latérales (12 à 15 paires), bien marquées sur la face inférieure du limbe ; sommet arrondi, apiculé ; espèce de galeries forestières	<i>Khaya grandifoliola</i> (acajou à grandes feuilles)
	2b. Folioles généralement plus petites, 2 à 4 (-6) paires (habituellement 3), 8-15 × 4-8 cm ; 5 à 9 paires de nervures latérales peu visibles ; sommet très brièvement acuminé ; espèce de forêt dense humide semi-décidue de l'ouest et du centre et des galeries forestières du sud-est de l'Afrique	<i>Khaya anthotheca</i> (acajou blanc)
1b. Folioles oblongues ou oblongues-elliptiques (figure 1)	3a. (4) 5 ou 6 (7) paires de folioles, ordinairement 5 ou 6 ; folioles de 5-14 × 2-6 cm ; 5 à 9 paires de nervures latérales planes à la face inférieure du limbe ; folioles distinctement acuminées (acumen 0,5 à 1,5 cm de longueur) ; espèce de forêt dense humide sempervirente	<i>Khaya ivorensis</i> (acajou rouge ou acajou Bassam)
	3b. 3 ou 4 (6) paires de folioles. Folioles de (5-) 7-12 × (2,5-) 4-5 (-6) cm ; 8 à 10 paires de nervures latérales, un peu saillantes et bien visibles à la face inférieure du limbe ; folioles à peine acuminées ; espèce de galeries forestières, de savane boisée et de forêt sèche	<i>Khaya senegalensis</i> (caïlcédrat)

de *K. nyasica* Stapf ex Baker f., d'Afrique de l'Est et du Sud-Est, parfois considéré comme un bon taxon mais le plus souvent mis en synonymie de *K. anthotheca*. Depuis la publication de la première espèce, on ne dispose d'aucune révision taxonomique de l'ensemble du genre. Les principales flores africaines le traitent à l'échelle locale, sans que les botanistes trouvent un consensus sur le nombre d'espèces, certains auteurs mentionnant jusqu'à six ou sept espèces pour le seul continent (Staner et Gilbert, 1958 ; Styles et White, 1991).

De plus, des espèces généralement séparées, telles *K. grandifoliola* et *K. anthotheca* d'une part, *K. ivorensis* et *K. anthotheca* d'autre part, sont considérées comme conspécifiques par certains auteurs. Elles pourraient aussi inclure des hybrides entre chacune de ces deux paires d'espèces ou avec *K. senegalensis* (Chevalier, 1928 ; Eyog-Matig, 1987 ; Styles et White, 1991), traduisant probablement leur proximité génétique.

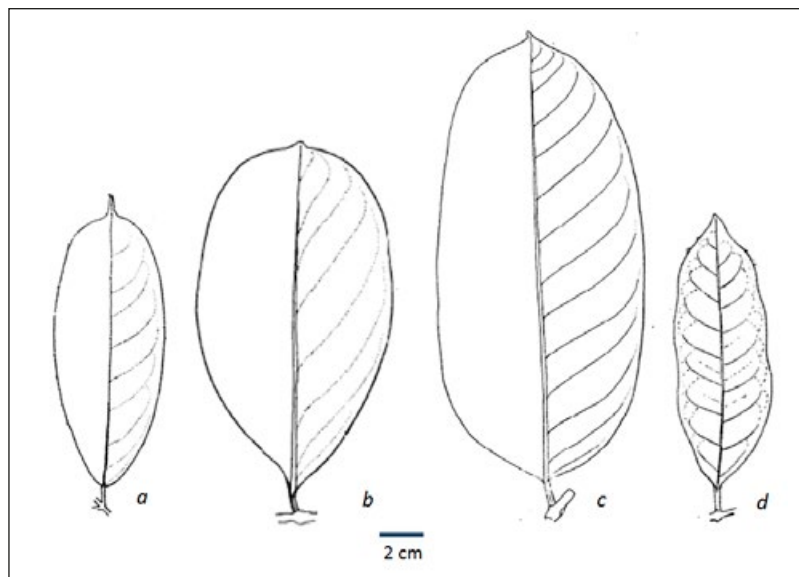


Figure 1.

Variation de la forme et de la taille des folioles des acajous africains.

a : *Khaya ivorensis*, foliole médiane ; b : *K. anthotheca*, foliole basale ;

c : *K. grandifoliola*, foliole médiane ; d : *K. senegalensis*, foliole médiane.

Source : Aubréville (1950 et 1959).

Caractères botaniques

Les acajous d'Afrique sont tous de grands arbres qui atteignent 20-35 m de hauteur pour *K. senegalensis* et jusqu'à 60 m de hauteur pour les plus grandes espèces (*K. anthotheca* et *K. ivorensis*). Les feuilles alternes, disposées en touffes à l'extrémité des rameaux, sont généralement paripennées avec des folioles opposées à subopposées, totalement glabres. Malgré la grande variabilité foliaire, la taille, la forme et le nombre de folioles permettent, dans une certaine mesure (il existe souvent des individus intermédiaires ou qui sont difficilement classables qui pourraient être des hybrides tels que signalés plus haut), de différencier les quatre taxons actuellement reconnus (figure 1, tableau II). En Afrique de l'Ouest, certains caractères micromorphologiques, visibles uniquement au microscope (aspect de la surface cuticulaire des feuilles, taille et forme des cellules de l'épiderme foliaire, taille et densité des stomates), semblent aussi permettre de séparer ces taxons (Olowokudejo et Nyananyo, 1990).

Les acajous sont des espèces monoïques, avec des fleurs des deux sexes sur le même pied, présentes dans des inflorescences distinctes ou non. Ces inflorescences sont disposées au sommet des rameaux, en panicules axillaires. Elles sont diversement ramifiées et leurs dimensions varient au sein d'une même espèce et entre elles (tableau III). Les fleurs sont peu différenciées, unisexuées avec des vestiges du sexe opposé non fonctionnels (De Wilde, 2015), avec quatre ou cinq sépales soudés et quatre ou cinq pétales libres, plutôt au nombre de quatre chez *K. senegalensis* et plus fréquemment au nombre de cinq chez les autres espèces. Les étamines sont au nombre de huit ou dix en fonction de la mérie de la fleur et soudées en un tube typique de nombreuses Meliaceae (Staner et Gilbert, 1958).

Le fruit, dressé au-dessus de la cime de l'arbre, est une capsule (photo 1) subglobuleuse, ligneuse, s'ouvrant par quatre ou cinq valves épaisses ; les valves restant unies à leur base et contenant plusieurs graines disciformes ou quadrangulaires, aplaties, bordées d'une aile membraneuse plus ou moins large et continue. Les capsules mesurent 6-10 cm de diamètre chez *K. anthotheca* et *K. grandifoliola* et sont ordinairement un peu plus petites (4-7 cm) chez *K. ivorensis* et *K. senegalensis* (tableau III).

Anatomie et propriétés du bois

Les bois des acajous africains sont de couleur brun rosé, plus ou moins rouge à l'abattage. Leurs propriétés physiques et mécaniques sont proches de celles des *Swietenia* américains. Comme pour les caractères morphologiques, des différences existent entre les caractères anatomiques et les propriétés des bois d'acajous d'Afrique mais avec un recouvrement plus ou moins important (tableau III).

Le bois de *K. anthotheca* serait moins coloré que celui de *K. ivorensis* (Maroyi, 2008), la seule espèce qui donne des bois figurés (Aubréville, 1959). Cependant, la différence de couleur du bois de ces deux espèces est loin de faire l'unanimité chez les botanistes (Normand, 1955). Le gradient de densité des acajous d'Afrique s'étale de 420 à 900 kg/m³,

K. ivorensis présentant le bois le plus léger, puis *K. anthotheca*, *K. grandifoliola* et enfin *K. senegalensis* avec le bois le plus dense (tableau III ; Normand et Sallenave, 1958).

Khaya senegalensis présente la plus large gamme de variation de certains caractères dendrologiques, recouvrant largement les gammes de variation de *K. grandifoliola* et parfois des deux autres espèces (tableau III ; Normand, 1955 ; Normand et Sallenave, 1958 ; Aubréville, 1959). Autrement dit, les bois des trois espèces forestières sont très homogènes, avec des caractéristiques assez bien différenciées, alors que le bois de *K. senegalensis* est très variable d'un individu à l'autre, avec des gammes de variation bien plus importantes que les autres taxons. Ces différences pourraient s'expliquer – au moins en partie – par l'influence des conditions écologiques sur la croissance des individus de chaque espèce (Normand et Sallenave, 1958 ; Lemmens, 2008).

Molécules caractéristiques et chimiotaxonomie

Une étude chimique des bois et des graines d'acajou a permis d'identifier différentes molécules dont certaines sont spécifiques à chacune des quatre espèces actuellement acceptées en Afrique continentale (tableau IV ; Adesida *et al.*, 1971). Cependant, au sein de *K. anthotheca*, plusieurs chémotypes ont été mis en évidence. En premier lieu, les individus identifiés comme *K. nyasica* (provenant de Tanzanie, Malawi et Zimbabwe) présentaient des divergences chimiques pouvant laisser penser qu'il s'agissait d'un chémotype particulier, les auteurs le rattachant à *K. nyasica*, une espèce qu'ils séparaient de *K. anthotheca*.

Plus intéressant encore, deux autres chémotypes ont aussi été identifiés par Adesida *et al.* (1971) au sein de *K. anthotheca* avec, d'une part, les individus provenant d'Afrique de l'Ouest (Ghana, Nigeria et Sierra Leone) et, d'autre part, ceux récoltés au centre et à l'est de l'Afrique (Angola, Congo et Ouganda ; tableau IV). Ces deux types différaient également par la morphologie des feuilles et des fruits (Adesida *et al.*, 1971). En dépit de l'existence de ces différences chimiques et morphologiques, les auteurs concluent que les deux chémotypes occidental et oriental de *K. anthotheca* ne semblent pas justifier une description de deux espèces distinctes. Du fait d'une distribution discontinue, ils ont considéré que ces deux formes constituaient des populations de la même espèce, séparées depuis relativement longtemps.

Phylogénie et diversité génétique

Des travaux de phylogénie combinés à l'étude des fossiles indiquent que la famille des Meliaceae serait d'origine africaine (Muellner *et al.*, 2006). Elle est composée de deux sous-familles, les Melioideae et les Cedreloideae. Au sein de cette dernière, qui inclut divers genres tels que *Cedrela* P. Browne (américain) et *Entandrophragma* C. DC. (africain), le genre *Khaya* est génétiquement très proche des *Carapa* Aubl. afro-américains et, dans une moindre mesure, des *Xylocarpus* J. Koenig afro-asiatiques et des *Swietenia* américains. L'ancêtre commun des *Khaya* et des *Carapa* se serait séparé de celui des *Swietenia* et des *Xylocarpus* au tout

Tableau III.

Principales caractéristiques botaniques, écologiques et propriétés physiques du bois des *Khaya* d'Afrique continentale.

Caractères	<i>Khaya ivorensis</i>	<i>Khaya anthotheca</i>	<i>Khaya grandifoliola</i>	<i>Khaya senegalensis</i>	Références
Dimensions					
Hauteur maximale (m)	60	55 (65)	45	35	Vivien et Faure, 2011 ; Thirakul, 1989, 1990 ; Arbonnier, 2010 ; van Wyk et van Wyk, 2013 ; Meunier <i>et al.</i> , 2015
Diamètre maximal du tronc (cm)	200 (250)	250 (500)	150	150 (200)	Aubréville, 1959 ; Thirakul, 1989, 1990 ; Arbonnier, 2010 ; van Wyk et van Wyk, 2013 ; Meunier <i>et al.</i> , 2015
Tronc					
Base	Empattements ou contreforts épais, peu élevés (2,5 m)	Larges contreforts s'élevant à 3-4 m de hauteur	Contreforts larges, peu élevés	Empattements ou épaississements	Vivien et Faure, 2011 ; Thirakul, 1989, 1990 ; Styles et White 1991 ; Arbonnier, 2010 ; Meunier <i>et al.</i> , 2015
Conformation	Très droite	Plus ou moins sinueuse	Généralement sinueuse	Courte et tortueuse	Andrews, 1952 ; Aubréville, 1959 ; Nikiema et Pasternak, 2008
Couleur de l'écorce	Brune	Gris blanchâtre	Gris pâle à brun grisâtre	Brunâtre à gris foncé	Andrews, 1952 ; Aubréville, 1959 ; CTFT, 1979
Rhytidome	Légèrement rugueux, s'exfoliant en écailles subcirculaires en laissant des taches brunes	Lisse, s'exfoliant en écailles circulaires laissant une surface grêlée brun jaunâtre	Rugueuse, lisse vers le haut du tronc, tavelée de dépressions superficielles	Initialement lisse, mais devenant écailleuse, à minces écailles arrondies	Aubréville, 1959 ; Voorhoeve, 1965 ; CTFT, 1979, 1988 ; Maroyi, 2008 ; Nikiema et Pasternak, 2008
Bois					
Couleur	Brun rose pâle à rouge clair, parfois figuré	Brun rosé à rouge foncé	Brun rosé à brun rougeâtre	Brun rosé à brun rougeâtre, violacée	Chevalier, 1909 ; Aubréville, 1959 ; CTFT, 1979
Densité moyenne à 12 % d'humidité* (kg/m ³)	(420-) 488 (-570)	(490-) 551 (-660)	(560-) 658 (-770)	(620-) 780 (-900)	Normand et Sallenave, 1958 ; Lemmens, 2008 ; Nikiema et Pasternak, 2008 ; Maroyi, 2008 ; Opuni-Frimpong, 2008
Dureté (Chalais-Meudon)*	(1,3-) 1,65 (-2,2)	(2,3-) 2,63 (-2,9)	(3,3-) 3,68 (-4,5)	(3,5-) 5,9 (-8,0)	Normand et Sallenave, 1958
Flexion statique (kg/cm ²)	861-1 187	1 008-1 130	1 107-1 344	827-1 528	Normand et Sallenave, 1958
Compression de fil (kg/cm ²)	364-481	454-536	532-588	456-734	Normand et Sallenave, 1958
Feuilles					
Paires de folioles	(4) 5 ou 6 (7)	2 à 4 (6), généralement 3	3 à 5, généralement 4	3 ou 4 (6)	Aubréville, 1959 ; CTFT, 1979, 1988 ; Vivien et Faure, 2011 ; Thirakul, 1989, 1990 ; Arbonnier, 2010
Dimensions des folioles (cm)	5-14 × 2-6	8-15 × 4-8	10-25 × (5-) 6-10	(5-) 7-12 × (2,5-) 4-5 (-6)	CTFT, 1979, 1988 ; Vivien et Faure, 2011 ; Thirakul, 1990 ; Arbonnier, 2010
Forme des folioles	Oblongue-elliptique, nettement acuminée	Ovée-elliptique, très brièvement acuminée	Ovale-elliptique, arrondie, apiculé	Oblongue-elliptique, à peine acuminée	Aubréville, 1950 ; CTFT, 1979, 1988
Paires de nervures secondaires	5 à 9	5 à 9	12 à 15	8 à 10	Staner et Gilbert, 1958 ; Aubréville 1950, 1959 ; Styles et White, 1991
Inflorescence (longueur en cm)	20	25-(40)	40	15-20	Styles et White, 1991 ; CTFT, 1988 ; Arbonnier, 2010
Fruit					
Nombre de valves	4 ou 5	4 ou 5	5	4	CTFT, 1979
Diamètre (cm)	4-7 (-8)	(3-) 6-10	6-9 (-10)	4-6 (-10)	Chevalier, 1909 ; Styles et White, 1911 ; CTFT, 1979, 1988 ; Vivien et Faure, 2011 ; Thirakul, 1989 ; Opuni-Frimpong, 2008 ; van Wyk et van Wyk, 2013
Répartition					
Aire de répartition	Côte occidentale de l'Afrique, de la Côte d'Ivoire à la RDC	De la Guinée-Bissau à l'Ouganda et à la Tanzanie, et du nord-ouest de l'Angola au Mozambique	De la Guinée-Bissau à l'Ouganda	Du Sénégal au Soudan du Sud et à l'Ouganda	Aubréville, 1950, 1959 ; Staner et Gilbert, 1958 ; CTFT, 1959, 1988 ; Dupuy, 1998 ; Lemmens, 2008
Écologie					
Écosystèmes	Forêts denses humides sempervirentes	Forêts denses humides semi-décidues et forêts-galeries	Forêts-galeries et savanes boisées (forêts semi-décidues septentrionales)	Savanes boisées et forêts-galeries	Aubréville, 1959 ; CTFT, 1979
Précipitations annuelles (mm)	1 600-2 500	1 200-1 800	1 200-1 800 3	650-1 300 (-1 800)	CTFT, 1959, 1988 ; Dupuy, 1998 ; Lemmens, 2008
Saison sèche (mois)	2 ou 3	2 à 4	à 5	5 à 7	CTFT, 1959, 1988 ; Dupuy, 1998 ; Lemmens, 2008 ; Maroyi, 2008
Altitude (m)	≤ 700	≤ 1 500	≤ 1 400	≤ 1 800	CTFT, 1959, 1988 ; Dupuy, 1998 ; Lemmens, 2008
Tempérament vis-à-vis de la lumière	Semi-héliophile	Héliophile non pionnière	Héliophile non pionnière	Héliophile précoce non pionnière	Aubréville, 1959 ; CTFT, 1988 ; Meunier <i>et al.</i> , 2015

En gras apparaissent les caractéristiques les plus discriminantes. * : valeurs extrêmes entre parenthèses et valeur moyenne au centre.

Tableau IV.

Composés chimiques présents dans les espèces du genre *Khaya* et dans plusieurs formes de *K. anthotheca*.

Caractères	<i>Khaya ivorensis</i>	(ouest)	<i>Khaya anthotheca</i> (centre-est)	<i>Khaya nyasica</i>	<i>Khaya grandifoliola</i>	<i>Khaya senegalensis</i>
Bois						
11 β -acétoxy-khivorine	—	—	—		—	—
Anthothécol	—		—	—	—	—
7-céto-khivorine	—	—	—	—	—	
Khayasine	—	—	—	—	—	
Khivorine		—	—		—	—
Méthyl angolensate	—	—	—	—		—
Graines						
3- déacétyl-khivorine	—	—			—	—
Fissinolide	—	—	—			—
Havanensine	—		—	—	—	—
Khayanthone	—	—		—	—	—
Méthyl angolensate		—	—	—	—	—
Khivorine	—	—		—	—	—

Gris foncé : présence du composé chimique ; — : absence du composé chimique. Source : d'après Adesida *et al.* (1971).

début du Miocène (vers -25 à -20 millions d'années), avant la divergence de ces deux genres, entre -20 et -15 millions d'années (Koenen *et al.*, 2015).

Le genre *Khaya* semble s'être très peu différencié depuis la fin du Miocène. Ses divers taxons auraient commencé à se séparer vers la fin du Miocène ou au Pliocène (sensiblement entre -7 et -4 millions d'années environ). Comme il a été suggéré pour diverses espèces de plantes américaines (Hardy *et al.*, 2006), on peut supposer que la déhiscence, l'anémochorie et la faible durée de vie des graines des *Khaya* (CTFT, 1959) auraient été défavorables à une dispersion transatlantique et auraient, au contraire, favorisé le brassage génétique sur le continent africain.

Du point de vue de la diversité et de la structuration génétique, il existe très peu de travaux incluant plusieurs espèces du genre *Khaya* hormis ceux de Chalmers *et al.* (1994). Ces auteurs mettent en évidence une différenciation génétique entre les *Khaya* (*K. anthotheca*, *K. ivorensis*, *K. senegalensis*) et d'autres espèces appartenant aux genres *Cedrela*, *Lovoa* Harms et *Swietenia* ; les *Khaya* étant génétiquement plus proches des *Swietenia* que des autres genres, suggérant l'existence d'un ancêtre commun. Parmi les espèces du genre *Khaya*, *K. anthotheca* s'avérerait génétiquement bien séparé de *K. senegalensis* et *K. ivorensis* alors que ces deux dernières espèces semblaient génétiquement plus proches, soulevant la question de leur propension à s'hybrider.

La majorité des études génétiques relatives aux acajous d'Afrique ont été réalisées sur *K. senegalensis*. Cela est peut-être dû à une domestication plus poussée que pour les autres espèces du genre, car le caïlcédrat est largement planté au-delà de son aire de répartition d'origine,

notamment en Australie (Nikles *et al.*, 2008 ; Karan *et al.*, 2012). Bien que la différenciation génétique entre les populations de *K. senegalensis* soit relativement faible sur toute son aire de répartition, plusieurs études ont révélé deux groupes génétiques distincts. Le premier groupe se limite à l'Afrique de l'Ouest, notamment depuis le Sénégal jusqu'au Bénin, et le second concerne uniquement l'Afrique de l'Est (Ouganda et Soudan) ; ces deux groupes sont séparés par une zone de contact s'étendant du Nigeria au Tchad. Des niveaux de diversité génétique plus élevés ainsi qu'un grand nombre d'haplotypes rares ont été identifiés dans le groupe ouest-africain mais aussi, dans une moindre mesure, dans l'est du Nigeria (Karan *et al.*, 2012 ; Sexton *et al.*, 2015). Malgré leur faible valeur, certains paramètres de diversité génétique de *K. senegalensis*, notamment l'hétérozygotie observée et l'hétérozygotie attendue, se situent dans la gamme de valeurs d'autres espèces de forêts africaines, voire légèrement supérieures (tableau V ; Born *et al.*, 2011 ; Duminil *et al.*, 2013).

Outre le développement de marqueurs polymorphes, de microsatellites et de SNP (*Single Nucleotide Polymorphisms*) propres à l'espèce (Li *et al.*, 2010 ; Sexton *et al.*, 2010 ; Höltken *et al.*, 2012 ; Karan *et al.*, 2012), *K. senegalensis* présente un niveau de transférabilité très élevé des microsatellites de *Swietenia mahagoni* (L.) Jacq. (Lemes *et al.*, 2011). Ces caractères offrent un potentiel d'application immédiate pour les études de génétique évolutive et la mise en place de stratégies de conservation ou de la traçabilité du bois des acajous d'Afrique, en particulier ceux de forêt, génétiquement moins bien connus que le caïlcédrat.

Tableau V.

Comparaison de quelques valeurs de diversité (marqueurs microsatellites) parmi plusieurs taxons arborés d'Afrique tropicale.

Taxon	Ho	He	Références
<i>Aucoumea klaineana</i>	0,349-0,539 (0,45)	0,442-0,599 (0,50)	Born <i>et al.</i> , 2011
<i>Erythrophleum</i> spp.	0,423-0,542 (0,48)	0,586-0,726 (0,64)	Duminil <i>et al.</i> , 2013
<i>Khaya senegalensis</i>	0,375-0,795 (0,62)	0,409-0,900 (0,74)	Karan <i>et al.</i> , 2012
	0,56-0,70	0,66-0,72	Sexton <i>et al.</i> , 2015

He : hétérozygotie attendue ; Ho : hétérozygotie observée. Les valeurs entre parenthèses représentent les moyennes

Écologie et régénération

Macroécologie et répartition géographique

Si les quatre espèces d'acajous du continent africain montrent une réelle proximité morphologique, il n'en va pas de même sur le plan géographique et écologique (Dupuy et M'Bla Koua, 1993). En dépit de quelques chevauchements dans leurs aires de répartition, ces espèces sont réparties sur toute l'Afrique tropicale le long d'un gradient climatique latitudinal (figure 2), depuis des climats équatoriaux humides à saisonnalité faible (*K. ivorensis*) ou un peu plus marquée (*K. anthotheca*) jusqu'à des climats tropicaux de plus en plus secs et à longue saison sèche (*K. grandifoliola* puis *K. senegalensis* ; Lemmens, 2008).

Chaque espèce semble s'être individualisée sous des conditions climatiques particulières, même si les gammes de précipitations ou de saisons sèches sont partiellement recouvrantes (tableau III). Toutefois, *K. anthotheca*, dont l'aire de répartition est très large (de la Guinée-Bissau au Mozambique), inclut une gamme de climats beaucoup plus variables que les autres espèces, depuis des climats tropicaux humides de basse altitude jusqu'à des climats tropicaux relativement secs des plateaux d'Afrique orientale (Nicholson, 2004). Cela pourrait au moins laisser suspecter l'existence d'écotypes à défaut de taxons spécifiques ou infraspécifiques.

Densités de population

À l'état naturel, les acajous africains ne sont pas des essences grégaires. Ils sont généralement disséminés, bien qu'il ne soit pas exclu de trouver quelques individus groupés de place en place (Aubréville, 1959 ; Poorter *et al.*, 2004).

Ainsi, *K. ivorensis* se présente souvent sous forme de petits bouquets de quelques dizaines d'arbres ou en bandes alignées le long des talwegs. En Côte d'Ivoire, les *K. ivorensis* exploitables (arbres de diamètre du tronc à hauteur de poitrine ou DHP ≥ 80 cm) présentaient une densité moyenne de 0,1 arbre/ha en forêt naturelle à la fin des années 1950. Toutefois, la densité de cette espèce varie beaucoup d'une

région à l'autre, d'une absence totale à 0,5 arbre exploitable par hectare (Aubréville, 1959). Au Cameroun, des inventaires réalisés dans les années 1960-1980 donnent des densités allant de 0 à 0,8 arbre/ha pour les zones les plus riches (arbres de DHP ≥ 40 cm) ; cette densité maximale tombant à 0,6 arbre/ha pour les DHP ≥ 60 cm (Vivien et Faure, 2011 ; Cirad, 2017).

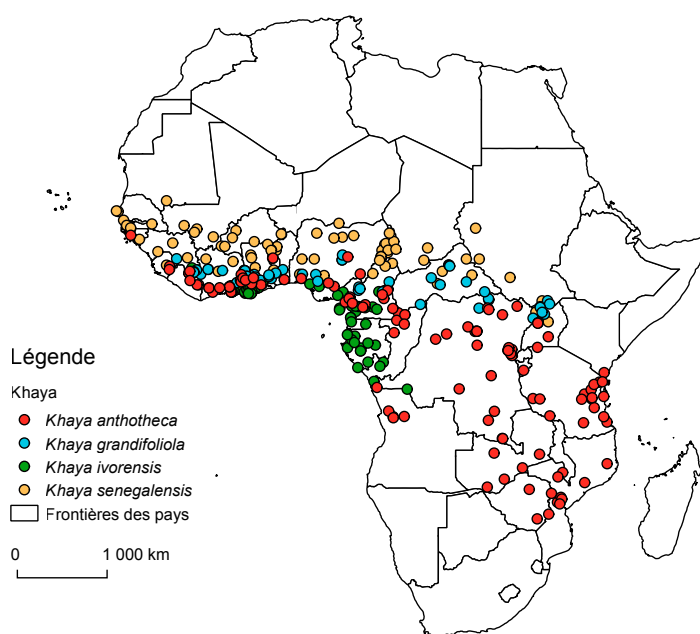
À titre de comparaison, pour les arbres de taille semblable (DHP ≥ 40 cm), les densités maximales de *K. anthotheca* et de *K. grandifoliola* ne dépassaient pas, respectivement, 0,4 et 0,25 arbre/ha, souvent même à des densités beaucoup plus faibles (Vivien et Faure, 2011 ; Cirad, 2017). Des prospections anciennes effectuées en Côte d'Ivoire donnaient une moyenne de 0,05 à 0,1 arbre exploitable par hectare de *K. anthotheca* selon la région (Aubréville, 1959 ; Guillard, 1999).

Exigences pédologiques

Les acajous africains semblent préférer les sols riches, bien drainés et retenant l'humidité. Deux d'entre eux (*K. ivorensis* et *K. senegalensis*) hébergent des endomycorhizes et il est possible que les autres espèces en bénéficient aussi (Khasa *et al.*, 1990).

Khaya ivorensis est occasionnellement présent sur les sols latéritiques mais préfère les sols alluviaux humides et bien drainés ; cette espèce est plus fréquente le long des cours d'eau, dans les forêts ripicoles et sur les bas versants (Dupuy, 1998 ; Lemmens, 2008). *Khaya anthotheca* est souvent présent en Afrique occidentale et centrale, sur les pentes et le long des cours d'eau ; en Afrique orientale et australe, on le rencontre aussi sur terre ferme et en forêt ripicole (Irvine, 1961 ; Voorhoeve, 1965 ; Maroyi, 2008). *Khaya grandifoliola* préfère aussi les sols humides bien drainés des forêts-galeries. Il est commun par endroits, sur les sols alluviaux des vallées ou au pied des collines granitiques, dans des sols d'éboulis (CTFT, 1959 ; Dupuy, 1998 ; Opuni-Frimpong, 2008).

Enfin, *K. senegalensis*, caractéristique des savanes et des forêts-galeries soudano-guinéennes, se rencontre dans des terrains secs, sur divers sols allant des sols sableux aux vertisols, en passant par des sols latéritiques et ferrugineux.

**Figure 2.**

Répartition géographique des *Khaya* d'Afrique continentale. Adapté d'après les bases de données Tropicos (Missouri Botanical Garden), GBIF (Global Biodiversity Information Facility), CJBG-SANBI (Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève - South African National Biodiversity Institute) et RIHA (Réseau international des herbiers d'Afrique).

Cependant, il devient surtout un bel arbre lorsque le sol reste légèrement humide, dans les forêts-galeries, le long des cours d'eau et dans les dépressions où il tolère une inondation limitée pendant la saison des pluies. Cette espèce préfère les sols alluviaux profonds et humides, fertiles et convenablement drainés, de type argilo-sableux, ainsi que les termitières (CTFT, 1959, 1988 ; Dupuy, 1998 ; Nikiema et Pasternak, 2008).

Phénologie

Certains auteurs considèrent les acajous d'Afrique comme des espèces à feuillage caduc ou brièvement caduc (qui perdent leurs feuilles pendant un temps relativement court ; *K. anthotheca*, *K. grandifoliola* et *K. senegalensis* ; Taylor, 1960 ; Voorhoeve, 1965 ; Hall et Swaine, 1981 ; Oteng-Amoako, 2006). D'autres, au contraire, les considèrent comme des espèces à feuillage persistant (*K. ivorensis*, *K. anthotheca* et *K. senegalensis* ; White et Styles, 1963 ; Hall et Swaine, 1981 ; Oteng-Amoako, 2006 ; Lemmens, 2008 ; Nikiema et Pasternak, 2008). Il semblerait pourtant que les acajous perdent de manière plus ou moins importante leurs feuilles au cours de la saison sèche mais que celles-ci soient renouvelées rapidement, la nouvelle feuillaison succédant aussitôt à l'ancienne (Aubréville, 1959 ; Taylor, 1960 ; CTFT, 1988).

Les acajous fructifient selon les espèces à différents âges et diamètres. Cependant, cette fructification ne devient abondante que pour les arbres ayant un tronc de gros diamètre (Maroyi, 2008). Ainsi, chez *K. anthotheca*, les individus

commencent à fructifier à partir du moment où le DHP atteint 18 cm mais la fructification ne devient abondante qu'à partir de diamètres supérieurs à 70 cm (diamètre de fructification régulière ou DFR ; Maroyi, 2008). Chez *K. ivorensis*, la fructification a lieu vers l'âge de 15 ans (De la Mensbruge, 1966), devenant abondante à l'âge de 30 ans (Poorter *et al.*, 2004 ; Lemmens, 2008). Cette espèce produirait massivement les graines tous les 3 ou 4 ans (Lemmens, 2008). Chez *K. senegalensis*, la production des graines peut commencer après 20 ou 25 ans (Nikiema et Pasternak, 2008).

La phénologie de *K. senegalensis* se démarque des autres espèces, avec une seule saison de floraison et une seule saison de fructification. Au contraire, les acajous de forêt fleurissent et fructifient deux fois par an, avec une saison principale de fructification en fin de saison sèche et en début de saison des pluies. Très souvent, les arbres portent simultanément des fruits mûrs ou plus ou moins mûrs et des fleurs (Aubréville, 1959 ; Voorhoeve, 1965 ; CTFT, 1988). La floraison des acajous est en général très irrégulière ; certains arbres peuvent avoir des fleurs pendant que d'autres n'en ont pas et, alors que les uns fleurissent, d'autres fructifient déjà (Aubréville, 1959 ; Taylor, 1960).

Les graines de *K. senegalensis* sont mûres en février et mars à Ouagadougou (Burkina Faso), de mars à avril au Sénégal, en juin à Pita, en Guinée (CTFT, 1988). En Côte d'Ivoire, la période principale de maturité des graines de *K. anthotheca* et de *K. ivorensis* se situe en mars et avril (Aubréville, 1959).

Régénération naturelle

Les fruits des acajous contiennent de nombreuses graines (environ 60 à 80 par fruit ; CTFT, 1988 ; Tailfer, 1972 ; Vivien et Faure, 2011). La déhiscence intervient ordinairement sur l'arbre (Aubréville, 1959), les graines ailées étant disséminées par le vent (Voorhoeve, 1965 ; CTFT, 1988). Elles ne sont jamais dispersées très loin du pied-mère car les ailes sont assez petites, sauf en cas de vents forts, tempêtes, tornades (Taylor, 1960). Chez *K. anthotheca*, par exemple, la majorité des graines sont dispersées dans un rayon de 30 m autour du pied-mère (Maroyi, 2008) et jusqu'à plus ou moins 100 m chez *K. senegalensis* (CTFT, 1988).

Les fruits sont souvent attaqués par les insectes avant leur ouverture (prédation pré-dispersion) et, une fois à terre, les graines sont très rapidement dévorées par des insectes et des rongeurs en raison de leur importante teneur en graisses, s'agissant donc de prédation post-dispersion (Aubréville, 1959 ; CTFT, 1988). Pour celles qui germent, la croissance initiale des plantules est lente (Eyog-Matig, 1987 ; CTFT, 1988). La densité des semis est plus élevée autour des pieds-mères et dans les zones où le tapis herbacé est clairsemé.

Les jeunes plants d'acajou de forêt ont une tige élancée et une petite cime, une croissance latérale importante débutant lorsque la canopée de la forêt a été atteinte (Aubréville, 1959 ; Lemmens, 2008). Les jeunes plants de *K. ivorensis* sont souvent endommagés par les écureuils et les porcs-épics qui en consomment l'écorce (CTFT, 1959, 1988 ; Porter *et al.*, 2004). Ceux de *K. senegalensis* sont très sensibles aux feux, mais ils résistent assez bien à l'état adulte grâce, en partie, au couvert qu'ils procurent, qui réduit considérablement le tapis herbacé à leur pied. Leurs feuilles sont appréciées par le bétail et d'autres herbivores (CTFT, 1988).

Au stade de jeunesse, les acajous sont souvent la proie d'un lépidoptère de la famille des Pyralidae, *Hypsipyla robusta* Moore, communément appelé « foreur des pousses ». Celui-ci attaque la tige principale, entraînant une ramification excessive voire la mort des jeunes pieds, pouvant impacter de manière importante la capacité de régénération (CTFT, 1959 ; Dupuy et M'Bla Koua, 1993 ; Taylor, 1960).

Exigences en termes d'éclairement

Les acajous sont des essences de lumière qui peuvent germer aussi bien en plein soleil qu'à l'ombre. Elles peuvent tolérer un léger ombrage durant les stades de jeunesse mais le seuil de tolérance diffère selon les espèces (Aubréville, 1959 ; CTFT, 1979, 1988).

Les semis de *K. ivorensis* peuvent survivre dans une pénombre dense, mais ils ont besoin d'une ouverture ultérieure dans la canopée forestière pour une bonne croissance (Dupuy, 1998). La régénération de cette espèce en forêt n'est pas spécialement favorisée par des perturbations importantes mais elle tire profit de petites trouées et se déploie très bien sur les pentes près des cours d'eau. Elle exige beaucoup moins de lumière que *K. anthotheca* et se régénère rarement en forêt secondaire (Aubréville, 1959 ; Taylor, 1960 ; Voorhoeve, 1965 ; Lemmens, 2008).

Au contraire, la régénération naturelle de *K. anthotheca* paraît fortement entravée sous couvert dense (Dupuy et M'Bla Koua, 1993 ; Dupuy, 1998 ; Kyereh *et al.*, 1999 ; Makana et Thomas, 2005). En République démocratique du Congo (RDC), le taux de survie des semis et la croissance en hauteur de *K. anthotheca* sont plus élevés dans les trouées que dans le sous-bois forestier, où la plupart des semis restent rabougris. Les forêts secondaires résultant d'anciennes jachères offrent des conditions favorables à sa régénération (Makana et Thomas, 2005 ; Maroyi, 2008).

Comme pour l'espèce précédente, *K. grandifoliola* peut germer en plein soleil ou à l'ombre mais sa régénération naturelle est fortement limitée sous un couvert forestier dense. Au Nigeria, par exemple, on a observé que les semis pouvaient s'établir en forêt dense mais qu'ils avaient alors une croissance médiocre et survivaient rarement longtemps. La régénération de cette espèce est plus abondante en lisière forêt-savane que sous forêt, surtout en l'absence de feux (CTFT, 1959 ; Taylor, 1960 ; Opuni-Frimpong, 2008).

Le caractère héliophile de *K. senegalensis* est plus marqué que celui des autres espèces, les jeunes plants supportant mal l'ombrage (Aubréville, 1950). Les éclaircies favoriseraient sa régénération naturelle. Cette régénération est souvent médiocre à partir de graines (Irvine, 1961). Elle peut être abondante dans les savanes mais les semis sont rapidement éliminés si le sol est trop sec et s'ils sont en concurrence avec d'autres espèces, surtout des herbacées (Aubréville, 1950 ; CTFT, 1959, 1979, 1988).

Conclusions et perspectives

Les connaissances actuelles sur les *Khaya* du continent africain permettent-elles d'en séparer les espèces ?

Eu égard à ce qui précède, les connaissances taxonomiques et génétiques actuelles ne permettent pas de séparer clairement les quatre espèces continentales du genre *Khaya*. Les différentes espèces présentent des caractères morphologiques très proches ou aux valeurs qui se recouvrent, ne permettant pas de les individualiser sans ambiguïté. La seule espèce qui semble bien circonscrite est *K. senegalensis*, sur laquelle ont porté la plupart des travaux de génétique. De nombreuses incertitudes demeurent quant à la délimitation des autres espèces, tant au sens biologique que génétique.

La combinaison des caractères botaniques et xylologiques des différents taxons de *Khaya* présente un continuum de variations depuis *K. ivorensis*, vers *K. anthotheca* puis *K. grandifoliola* et enfin *K. senegalensis* ; Leroy (1958) parlait d'un « écocline » entre ces taxons vicariants qui s'échelonnent le long d'un gradient climatique (voir tableau III et figure 2). Toutefois, les résultats d'analyses micromorphologiques (Olowokudejo et Nyananyo, 1990) et chimiques (Adesida *et al.*, 1971 ; Faboya *et al.*, 1980 ; Taylor, 1984) apportent des éléments qui, en Afrique de l'Ouest tout au moins, permettent de bien séparer les quatre taxons. La question qui reste en suspens est la validité taxonomique de ces caractères, en particulier ceux relevant de la chimio-taxonomie (Reynolds, 2007).

Parmi les taxons étudiés, c'est *K. anthotheca* qui pose le plus de problèmes. En effet, les études taxonomiques considèrent ce taxon soit dans un sens étroit, avec un seul synonyme (Styles et White, 1991), soit dans un sens plus large incluant jusqu'à six synonymes (tableau I ; CJBG et SANBI, 2012 ; Bouka *et al.*, 2017). Ce taxon est le plus polymorphe du groupe, ce qui peut expliquer l'incertitude de son statut. Les analyses chimiques semblent toutefois indiquer que *K. nyasica* devrait retrouver son statut d'espèce à part entière mais elles révèlent également qu'au moins deux autres chémotypes existent, qui pourraient appartenir à des taxons nouveaux ou anciennement décrits mais mis ultérieurement en synonymie. *Khaya anthotheca* pourrait ainsi receler des « espèces cryptiques » non identifiées actuellement car la spéciation végétale ne s'accompagne pas toujours d'une différenciation morphologique claire (Bickford *et al.*, 2007). L'existence de tels taxons a été démontrée récemment dans le genre *Carapa* L. (Meliaceae ; Kenfack, 2011) et le genre *Milicia* Sim. (Moraceae ; Daïnou *et al.*, 2016), qui renforcent aussi des espèces exploitées pour leur bois.

Il faut enfin souligner ici que la relative homogénéité de certains caractères morphologiques ou xylologiques de *K. anthotheca* pourrait résulter d'un échantillonnage inadéquat. En effet, l'analyse des caractéristiques des bois de *Khaya* repose sur un petit nombre d'individus pour chaque espèce, recouvrant mal – surtout pour *K. anthotheca* – la diversité de leur origine géographique, génétique et des conditions de croissance (voir, par exemple, Normand et Sallenave, 1958).

Les caractéristiques écologiques de ces espèces sont-elles bien différenciées ?

Malgré le fait que les *Khaya* semblent s'échelonner le long d'un gradient allant des forêts denses humides sempervirentes aux forêts-galeries et savanes arborées (figure 2 et tableau III), les caractéristiques écologiques de chaque taxon ne peuvent pas toujours être définies avec précision. Ceux qui semblent inféodés à un environnement particulier sont *K. senegalensis* et *K. ivorensis*, les caractéristiques écologiques des deux autres taxons étant plus sujettes à caution. *Khaya grandifoliola* peut en effet être présent dans les mêmes formations végétales que *K. senegalensis* (au sud de l'aire de répartition de cette espèce) ou *K. anthotheca* (au nord de l'aire de répartition de cette espèce).

Encore une fois, le cas de *K. anthotheca* est le plus complexe car le taxon, sous son acception actuelle (CJBG et SANBI, 2012), possède une amplitude écologique très large allant des forêts denses humides semi-décidues de basse altitude aux forêts claires et forêts-galeries d'altitude d'Afrique de l'Est. Cette capacité à occuper des milieux différents aux climats très contrastés laisse supposer que ce taxon pourrait contenir plus d'une entité différente, comme c'est le cas dans le genre *Azelia* J. E. Smith (Donkpegan *et al.*, 2014). Les individus classés originellement sous *K. nyasica* – qui présentent un chémotype particulier – poussent en effet dans des conditions écologiques bien différentes des individus situés dans les forêts denses humides de basse altitude, et dans une zone géographiquement séparée des

autres individus classés actuellement sous *K. anthotheca*, ce qui conforte la nécessité de réhabiliter ce taxon.

Vers de nouveaux axes de recherche pour une politique de conservation et une gestion durable de la ressource

Taxonomie, hybridation et statut de conservation des *Khaya*

Compte tenu de la proximité botanique des espèces du genre *Khaya*, la résolution des problèmes taxonomiques au sein de ce groupe nécessite des approches multidisciplinaires combinant les aspects botaniques – y compris de morphométrie –, phylogénétiques, phylogéographiques et xylologiques (Koffi *et al.*, 2010). De nouveaux paramètres tels que la proportion de bois de cœur et d'aubier, qui serait variable selon les taxons d'après les exploitants forestiers (Doya et Likouala Timber, *comm. pers.*), pourraient ainsi être pris en compte, tout comme des caractères d'anatomie sur un échantillon représentatif de l'aire de répartition et des conditions de vie des espèces. Une attention particulière doit être apportée au taxon *K. anthotheca*, qui pourrait renfermer plusieurs taxons.

La biologie moléculaire, par l'utilisation des marqueurs chloroplastiques (ADNcp) et nucléaires, est actuellement d'un grand apport pour la délimitation des espèces (Duminil *et al.*, 2006 ; Koffi *et al.*, 2010 ; Daïnou *et al.*, 2016). Les marqueurs nucléaires, comme les microsatellites et les SNP, peuvent permettre de détecter des génotypes intermédiaires ou des hybrides potentiels (Duminil et Di Michele, 2009 ; Daïnou *et al.*, 2016). L'existence d'hybrides a déjà été prouvée dans les genres *Cedrela* P. Browne (Casanova *et al.*, 1996) et *Swietenia* Jacq. (Helgason *et al.*, 1996) et pourrait être mise en évidence dans le genre *Khaya*, étant donné la proximité et la variabilité morphologique des espèces.

Les marqueurs RAPD, microsatellites et SNP (Chalmers *et al.*, 1994 ; Li *et al.*, 2010 ; Sexton *et al.*, 2010 ; Höltnen *et al.*, 2012 ; Karan *et al.*, 2012 ; Pakull *et al.*, 2016) déjà développés pourraient ainsi servir pour étudier les questions de délimitation des espèces et de l'existence des hybrides au sein des acajous d'Afrique via les méthodes d'assignation bayésienne. Ces méthodes ont déjà été utilisées avec succès sur certains groupes tropicaux présentant les mêmes difficultés taxonomiques que les acajous d'Afrique ; c'est le cas des genres *Santiria* Blume (Ikabanga *et al.*, 2017) et *Milicia* T.R. Sim (Daïnou *et al.*, 2016).

Toutefois, si l'existence d'hybrides entre les différentes espèces de *Khaya* (Chevalier, 1928 ; Styles et White, 1991) était confirmée et si un flux de gènes permanent était mis en évidence entre ces taxons, alors certains d'entre eux, considérés comme deux espèces, ne seraient en réalité qu'une seule et même espèce ou pourraient bel et bien représenter des populations d'espèces différentes (Rieseberg *et al.*, 2006) mais qui ont été régulièrement et suffisamment mises en contact les unes avec les autres pendant de longues périodes, comme ce fut le cas dans le genre *Quercus* L. (Petit *et al.*, 2003). En cas d'espèces différentes, la présence d'hybrides traduirait une proximité génétique entre les espèces (Rieseberg et Willis, 2007) et peut-être une spéciation récente comme dans le genre *Haumania* J. Léonard (Ley et Hardy, 2010).

Que l'on aboutisse à la fusion d'espèces ou à leur séparation, cela aura nécessairement un impact sur les stratégies de conservation, car leur répartition géographique serait beaucoup plus grande ou beaucoup plus petite que celle estimée actuellement (Helgason *et al.*, 1996). Alors, le statut « vulnérable » (VU) attribué par l'UICN aux quatre taxons continentaux d'acajous d'Afrique devrait être réévalué (UICN, 2017).

En outre, tous les marqueurs développés à partir des acajous pourraient également être utilisés pour sélectionner des zones prioritaires pour la conservation (zones de forte diversité génétique). Pour *K. senegalensis*, par exemple, les populations de l'Afrique de l'Ouest présentant une forte diversité seraient plus appropriées pour l'échantillonnage.

Taxonomie numérique et intégrative

Bien que permettant la classification des espèces dans une certaine mesure, jusqu'à 60 % des cas (Rieseberg *et al.*, 2006), la taxonomie numérique présente deux grands inconvénients liés aux marqueurs morphologiques sur lesquels elle se base. En effet, ces marqueurs sont souvent limités en nombre et leur expression est parfois dépendante des conditions du milieu, s'agissant de la plasticité phénotypique ou, dans le cas de différentes espèces, convergence adaptative (Dayrat, 2005). La délimitation des espèces présentant une plasticité morphologique ne devrait donc pas s'appuyer sur les caractères morphologiques seuls mais aussi sur les caractères écologiques, géographiques et les marqueurs moléculaires (Dayrat, 2005 ; Daïnou *et al.*, 2016). L'utilisation simultanée des marqueurs morphologiques et des marqueurs génétiques (SNP, microsatellites) via la taxonomie intégrative pourrait être d'un apport capital pour la résolution des problèmes de délimitation d'espèces au sein des acajous d'Afrique. La taxonomie intégrative vise à délimiter les êtres vivants à partir de perspectives multiples et complémentaires comme la morphologie comparative, la génétique des populations, la phylogéographie, l'écologie ou la biologie comportementale (Dayrat, 2005). Chaque marqueur a toutefois ses propres spécificités qui doivent être prises en compte lors de son utilisation (Duminil et Di Michele, 2009). L'application conjointe d'au moins deux méthodes dans certains groupes de plantes, même les plus connus, a conduit à une nouvelle délimitation d'espèces, ou a au moins permis d'en poser les bases. Ce fut le cas pour les genres *Carapa* (Kenfack, 2011), *Santiria* (Koffi *et al.*, 2010 ; Ikabanga *et al.*, 2017), *Milicia* (Daïnou *et al.*, 2016) ou *Greenwayodendron* Verdc. (Dauby *et al.*, 2010).

Spéciation, hypothèses évolutives et écologie

Bien qu'elles occupent des milieux écologiquement bien différenciés, les espèces du genre *Khaya* se retrouvent parfois en mélange à la limite de leurs aires de répartition (figure 2), rappelant ainsi une spéciation parapatrique. Par sa répartition et son amplitude écologique – des savanes soudano-sahéliennes aux forêts denses humides (figure 2) – le genre *Khaya* constituerait un bon modèle pour tester diverses hypothèses évolutives et phylogéographiques et pour étudier l'impact du changement climatique sur la dynamique de la végétation africaine.

La préférence de *K. senegalensis* pour les forêts-galeries et les sols de dépression, mais aussi le piedmont des petits reliefs, suppose que ces milieux pourraient avoir joué le rôle de microrefuges forestiers lors des phases d'assèchement climatique. Le rôle de ces microrefuges au sein de paysages de savane a été mis en évidence pour diverses espèces de Fabaceae-Caesalpinioideae (Leal, 2004) et il peut être fortement suspecté pour les acajous africains.

Du point de vue biogéographique, le gradient de diversité génétique ouest-est observé au sein de *K. senegalensis* pourrait s'expliquer par une réduction du flux génétique vers l'est (Karan *et al.*, 2012), en relation avec des barrières biogéographiques, des variations paléoclimatiques ou des pressions importantes sur les populations du caïllédraat, cette espèce étant largement utilisée comme fourrage pour le bétail et comme plante médicinale (Gaoue et Ticktin, 2009). Ces résultats pourraient également suggérer une origine occidentale de cette espèce, avec des phénomènes de colonisation et de recolonisation lors des changements climatiques passés, en particulier vers l'est de son aire de répartition. Si ces premières données permettent d'émettre des hypothèses sur l'histoire évolutive de *K. senegalensis*, celles-ci doivent encore être testées et affinées, en particulier pour les autres espèces du genre.

Néanmoins, les acajous de forêt pourraient conserver dans leur patrimoine génétique les traces de fragmentations forestières passées, comme cela est le cas pour d'autres espèces (Daïnou *et al.*, 2010 ; Born *et al.*, 2011), permettant de mieux préciser l'existence de possibles refuges de forêts denses humides au cours du Pléistocène et de l'Holocène (Maley, 1996). La grande amplitude écologique de *K. anthotheca* (figure 2) pourrait suggérer un flux de gènes important et, par conséquent, une faible différenciation (Daïnou *et al.*, 2011 ; Sexton *et al.*, 2015) ; dans ce cas, les phases d'aridification et de fragmentation forestière observées tout au long du Quaternaire n'auraient pas eu d'influence sur l'organisation de la diversité de cette espèce. Cependant, si une structuration génétique spatiale marquée était démontrée (plusieurs taxons au sein de *K. anthotheca*), elle mettrait en évidence une capacité de dispersion génétique bien plus limitée et, par conséquent, un éventuel rôle des refuges forestiers du Quaternaire ou des gradients altitudinaux (*K. nyasica* versus *K. anthotheca* de basse altitude) dans l'organisation de cette diversité (Daïnou *et al.*, 2010 ; Hardy *et al.*, 2013). Une analyse fine de l'histoire évolutive des acajous d'Afrique fait encore défaut car il n'existe actuellement aucune étude phylogénétique et génétique sur l'ensemble du genre (Koenen *et al.*, 2015).

Enfin, des études sur la phénologie et sur l'autoécologie des *Khaya* devraient être aussi privilégiées afin de mieux caractériser ces espèces d'un point de vue biologique et d'en favoriser la conservation et la gestion durable. Ces études devraient aussi permettre d'obtenir les informations nécessaires pour comprendre la sensibilité de ces espèces et leurs capacités adaptatives face aux changements climatiques passés et de prévoir des scénarios pour les changements à venir (Daïnou *et al.*, 2010).

Remerciements

Nous voudrions remercier les responsables des bibliothèques du Cirad (Montpellier) et du Muséum national d'histoire naturelle (Paris) pour l'aide dans la recherche bibliographique. Il convient de citer aussi M. Dominique Louppe, qui nous a fourni certaines données d'exploitation et d'exportation des acajous. Nous remercions également le Service de coopération et d'action culturelle de l'Ambassade de France au Congo (SCAC), la Fondation internationale pour la science (FIS), le programme de bourses du Bassin du Congo du CARN (CBGP-CARN) et le Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (Cirad) pour avoir financé ce travail.

Références bibliographiques

- Adesida G. A., Adesogan E. K., Okorie D. A., Taylor D. A. H., Styles B. T., 1971. The limonoid chemistry of the genus *Khaya* (Meliaceae). *Phytochemistry*, 10: 1845-1853. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(00\)86448-1](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(00)86448-1)
- Andrews F. W., 1952. The flowering plants of the Anglo-Egyptian Sudan. Volume 2. Arboreae, United Kingdom, T. Buncle, 485 p.
- APG III, 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161: 105-121. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x>
- Arbonnier M., 2010. Arbres, arbustes et lianes des zones sèches d'Afrique de l'Ouest. 3^e éd. Versailles, France, Éditions Quæ, 574 p.
- ATIBT, 2016. Nomenclature générale des bois tropicaux. Paris, France, Association technique internationale des bois tropicaux (ATIBT), 152 p. <http://www.fao.org/3/a-be999f.pdf>
- Aubréville A., 1950. Flore forestière soudano-guinéenne : AOF – Cameroun – AEF. Paris, France, Société d'éditions géographiques, maritimes et coloniales, 533 p.
- Aubréville A., 1959. La flore forestière de la Côte d'Ivoire. Tome 2 (2^e éd.). Nogent-sur-Marne, France, Centre technique forestier tropical (CTFT), 341 p.
- Bickford D., Lohman D. J., Sodhi N. S., Ng P. K. L., Meier R., Winker K., et al., 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 3. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.11.004>
- Born C., Alvarez N., McKey D., Assari S., Wickings E. J., Hossaert-McKey M., et al., 2011. Insights into the biogeographical history of the Lower Guinea Forest Domain: evidence for the role of refugia in the intraspecific differentiation of *Aucoumea klaineana*. *Molecular Ecology*, 20: 131-142. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04919.x>
- Bouka D. U. G., Florence J., Doumenge C., Loumeto J.-J., McKey D., 2017. *Khayae* (Meliaceae) *specierum Nomenclator*. *Adansonia*, 39 : 15-30. <https://doi.org/10.5252/a2017n1a2>
- Casanova A. D., Torres J. M. M., Smith M. del C. B., Barroso J. R. M., Rito A. A., 1996. Integrated management of *Hypsipyla grandella* in nurseries and plantations of Meliaceae in Cuba. In: Floyd R. B., Hauxwell C. (eds). *Proceedings of International Workshop on Hypsipyla shoot borers in Meliaceae*, Kandy, Sri Lanka, 20-23 August 1996. Canberra, Australia, Australian Centre for International Agricultural Research, part B: 175-178. <https://eprints.qut.edu.au/76187/1/76187.pdf>
- Chalmers K. J., Newton A. C., Waugh R., Wilson J., Powell W., 1994. Evaluation of the extent of genetic variation in mahoganies (Meliaceae) using RAPD markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 89 : 404-508. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00225387>
- Chevalier A., 1909. Les végétaux utiles de l'Afrique tropicale française : études scientifiques et agronomiques. Fascicule V. Première étude. Bois de la Côte d'Ivoire, volume 5. A. Challamel (éd.), 314 p.
- Chevalier A., 1928. L'agriculture tropicale et subtropicale au Conseil international scientifique de l'Institut international d'agriculture de Rome (7-14 novembre 1927). *Revue de Botanique Appliquée et d'Agriculture Coloniale*, 77 : 207-211.
- Chevalier A., 1937. Notes historiques et souvenirs sur les Acajous vrais. *Revue de Botanique Appliquée et d'Agriculture Coloniale*, 194 : 709-724. https://www.persee.fr/doc/AsPDF/jatba_0370-3681_1937_num_17_194_5784.pdf
- Cirad, 2017. Base de données sur l'exploitation forestière et exportation de bois – compilées par D. Louppe et C. Doumenge – version 2017. Unité de Recherche Forêts et Sociétés, Cirad Baillarguet. <https://ur-forêts-sociétés.cirad.fr/>
- CJBG et SANBI, 2012. Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève (CJBG) et South African National Biodiversity Institute (SANBI). Base de données des plantes d'Afrique. Genève, Suisse. <http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/africa/details.php?langue=an&id=208876> (consulté le 20/11/2017)
- CTFT (Centre technique forestier tropical), 1959. *Khaya senegalensis* Jussieu, *Khaya grandifoliola* De Candolle : caractères sylvoles et méthodes de plantation. Bois et Forêts des Tropiques, 68 : 15-20. <http://revues.cirad.fr/index.php/BFT/article/view/18738>
- CTFT (Centre technique forestier tropical), 1979. Acajou d'Afrique. Bois et Forêts des Tropiques, 183 : 33-48. <http://revues.cirad.fr/index.php/BFT/article/view/19394>
- CTFT (Centre technique forestier tropical), 1988. *Khaya senegalensis* (Desr.) A. Juss. Bois et Forêts des Tropiques, 218 : 43-56. <http://revues.cirad.fr/index.php/BFT/article/view/19581>
- Daïnou K., Bizoux J.-P., Doucet J.-L., Mahy G., Hardy O. J., Heuertz M., 2010. Forest refugia revisited: nSSRs and cpDNA sequences support historical isolation in a wide-spread African tree with high colonization capacity, *Milicia excelsa* (Moraceae). *Molecular Ecology*, 19: 4462-4477. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04831.x>
- Daïnou K., Doucet J.-L., Sinsin B., Mahy G., 2011. Identité et écologie des espèces forestières commerciales d'Afrique centrale : le cas de *Milicia* spp. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 16 : 229-241. <https://popups.uliege.be/1780-4507/index.php?id=8699>
- Daïnou K., Blanc-Jolivet C., Degen B., Kimani P., Ndiade-Bourobou D., Donkpegan A. S. L., et al., 2016. Revealing hidden species diversity in closely related species using nuclear SNPs, SSRs and DNA sequences – a case study in the tree genus *Milicia*. *BMC Evolutionary Biology*, 16: 259. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0831-9>
- Dauby G., Duminil J., Heuertz M., Hardy O. J., 2010. Chloroplast DNA polymorphism and phylogeography of a Central African tree species widespread in mature rainforests: *Greenwayodendron suaveolens* (Annonaceae). *Tropical Plant Biology*, 3: 4-13. <https://link.springer.com/article/10.1007/s12042-010-9041-6>
- Dayrat B., 2005. Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85: 407-415. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00503.x>
- De Jussieu A. H. L., 1830. Mémoire sur les groupes des Méliacées. *Bulletin des Sciences Naturelles et de Géologie*, 23 : 234-241.
- De la Mensbruge G., 1966. La germination et les plantules des essences arborées de la forêt dense humide de la Côte d'Ivoire. Nogent-sur-Marne, France, Centre technique forestier tropical (CTFT), 389 p.
- De Queiroz K., 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*, 56: 879-886. <https://doi.org/10.1080/10635150701701083>
- De Wasseige C., de Marcken P., Bayol N., Hiol Hiol F., Mayaux Ph., Desclée B., et al., 2012. Les forêts du bassin du Congo. État des forêts 2010. Luxembourg, Office des publications de l'Union européenne, 276 p. https://www.observatoire-comifac.net/docs/edf2010/FR/Etat-des-forets_2010.pdf
- De Wilde H. J. F. E., 2015. Meliaceae. In : Flore du Gabon, volume 47. Margraf Verlag, 5-74.
- Détienne P., 1979. Les erreurs dans les dénominations commerciales des bois tropicaux. Bois et Forêts des Tropiques, 186 : 61-64. <http://revues.cirad.fr/index.php/BFT/article/view/19381/19140>
- Détienne P., 1991. Clé de reconnaissance par les feuilles des Légumineuses des forêts du Cameroun, Congo, Gabon et de la R.C.A. Bois et Forêts des Tropiques, 230 : 39-52. <http://revues.cirad.fr/index.php/BFT/article/view/19685>

- Donkpegan A. S. L., Hardy O. J., Lejeune P., Oumou M., Daïnou K., Doucet J.-L., 2014. Un complexe d'espèces d'*Azela* des forêts africaines d'intérêt économique et écologique (synthèse bibliographique). *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 18 : 233-246. <https://popups.uliege.be/1780-4507/index.php?id=11078>
- Duminil J., Caron H., Scotti I., Cazal S.-O., Petit R. J., 2006. Blind population genetics survey of tropical rainforest trees. *Molecular Ecology*, 15: 3505-3513. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03040.x>
- Duminil J., Di Michele M., 2009. Plant species delimitation: a comparison of morphological and molecular markers. *Plant Biosystems*, 143: 528-542. <https://doi.org/10.1080/11263500902722964>
- Duminil J., Brown R. P., Ewédjè E.-E. B. K., Mardulyn P., Doucet J.-L., Hardy O. J., 2013. Large scale pattern of genetic differentiation within African rainforest trees: insights on the role of ecological gradients and past climate changes on the evolution of *Erythrophloeum* spp. (Fabaceae). *BMC Evolutionary Biology*, 13: 195-208. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-195>
- Dupuy B., M'Bla Koua, 1993. Les plantations d'Acajou d'Afrique : leur sylviculture en forêt dense humide ivoirienne. *Bois et Forêts des Tropiques*, 236 : 25-42. <http://revues.cirad.fr/index.php/BFT/article/view/19784>
- Dupuy B., 1998. Bases pour une sylviculture en forêt dense tropicale humide africaine. Montpellier, France, Cirad-Forêt, Série Forafri, 4, 328 p.
- Eyog-Matig O., 1987. Étude monographique du Caïllcedrat : *Khaya senegalensis* (Desr.) A. Juss. (Meliaceae). Maroua, Cameroun, IRA/CRF, 26 p.
- Faboya O. O. P., Okogun J. I., Goddard D. R., 1980. Leaf wax n-alkane constituents of the genus *Khaya*. *Phytochemistry*, 19: 2462-2463. <https://www.ldeo.columbia.edu/~polissar/OrgGeochem/bush-mcinerney-2013-2410.pdf>
- Gaoue O. G., Ticktin T., 2009. Effects of harvest of non timber forest products and ecological differences between sites on the demography of African Mahogany. *Conservation Biology*, 24: 605-614. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1523-1739.2009.01345.x>
- Gérard J., Guibal D., Paradis S., Cerre J.-C., 2016. Atlas des bois tropicaux. Caractéristiques technologiques et utilisations. Versailles, France, Éditions Quæ, 999 p.
- Guillard J., 1999. Contribution à l'histoire de l'aménagement dans les pays tropicaux. *Revue Forestière Française*, 51 : 322-332. http://documents.irevues.inist.fr/bitstream/handle/2042/5740/322_332_RFF_spec_99.pdf?sequence=1
- Hall J. B., Swaine M. D., 1981. Distribution and ecology of vascular plants in a tropical rain forest: Forest vegetation in Ghana. The Hague, Netherlands, W. Junk, 383 p.
- Hardy O. J., Maggia L., Bandou E., Breyné P., Caron H., Chevallier M.-H., et al., 2006. Fine-scale genetic structure and gene dispersal inferences in 10 Neotropical tree species. *Molecular Ecology*, 15: 559-571. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02785.x>
- Hardy O. J., Born C., Budde K., Daïnou K., Dauby G., Duminil J., et al., 2013. Comparative phylogeography of African rain forest trees: A review of genetic signatures of vegetation history in the Guineo-Congolian region. *Comptes Rendus Géoscience*, 345: 284-296. <https://doi.org/10.1016/j.crte.2013.05.001>
- Helgason T., Russell S. J., Monro A. K., Vogel J. C., 1996. What is mahogany? The importance of a taxonomic framework for conservation. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 122: 47-59. <https://doi.org/10.1006/bojl.1996.0048>
- Höltken A. M., Schröder H., Wischniewski N., Degen B., Magel E., Fladung M., 2012. Development of DNA-based methods to identify CITES protected timber species: a case study in the Meliaceae family. *Holzforschung*, 66: 97-104. <https://doi.org/10.1515/HF.2011.142>
- Ikabanga D. U., Stévant T., Koffi K. G., Monthé F. K., Nzigou D. E. C., Dauby G., et al., 2017. Combining morphology and population genetic analysis uncover species delimitation in the widespread African tree genus *Santiria* (Burseraceae). *Phytotaxa*, 321: 166-180. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.321.2.2>
- Irvine F. R., 1961. Woody plants of Ghana. London, United Kingdom, Oxford University Press, 868 p.
- Karan M., Evans D. S., Reilly D., Schulte K., Wright C., Innes D., et al., 2012. Rapid microsatellite marker development for African mahogany (*Khaya senegalensis*, Meliaceae) using next-generation sequencing and assessment of its intra-specific genetic diversity. *Molecular Ecology Resources*, 12: 344-353. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2011.03080.x>
- Kenfack D., 2011. Resurrection in *Carapa* (Meliaceae): a reassessment of morphological variation and species boundaries using multivariate methods in a phylogenetic context. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 165: 186-221. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2010.01104.x>
- Kerharo J., Bouquet A., 1950. Plantes médicinales et toxiques de la Côte-d'Ivoire - Haute-Volta. Paris, France, Vigot Frères, 297 p.
- Khasa P., Furlan V., Lumande K., 1990. Symbioses racinaires chez quelques essences forestières importantes au Zaïre. *Bois et Forêts des Tropiques*, 224 : 27-33. <http://revues.cirad.fr/index.php/BFT/article/view/19667>
- Koenen E. J. M., Clarkson J. J., Pennington T. D., Chatrou L. W., 2015. Recently evolved diversity and convergent radiations of rainforest mahoganies (Meliaceae) shed new light on the origins of rainforest hyperdiversity. *New Phytologist*, 207: 327-339. <https://doi.org/10.1111/nph.13490>
- Koffi K. G., Heuertz M., Doumenge C., Onana J.-M., Gavory F., Hardy O. J., 2010. A combined analysis of morphological traits, chloroplast and nuclear DNA sequences within *Santiria trimera* (Burseraceae) suggests several species following the biological species concept. *Plant Ecology and Evolution*, 143: 160-169. <https://doi.org/10.5091/pleveo.2010.433>
- Kyereh B., Swaine M. D., Thompson J., 1999. Effect of light on the germination of forest trees in Ghana. *Journal of Ecology*, 87: 772-783. <https://www.jstor.org/stable/2648635>
- Leal M. E., 2004. The African rain forest during the last glacial maximum, an archipelago of forest in a sea of grass. PhD Thesis, Wageningen University, Wageningen, The Netherlands, 96 p. <http://library.wur.nl/WebQuery/wurpubs/fulltext/25106>
- Lemes M. R., Esashika T., Gaoue O. G., 2011. Microsatellites for mahoganies: twelve new loci for *Swietenia macrophylla* and its high transferability to *Khaya senegalensis*. *American Journal of Botany*, e207-e209. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100074>
- Lemmens R. H. M. J., 2008. *Khaya ivorensis* A.Chev. In : Louppe D., Oteng-Amoako A. A., Brink M. (éds). *Ressources végétales de l'Afrique tropicale 7 (1). Bois d'œuvre 1. Traduction de : Plant Resources of Tropical Africa 7 (1). Timbers 1.* 2008. Wageningen, Pays-Bas, Fondation PROTA. <http://www.prota4u.org/search.asp> (consulté le 28/07/2015).
- Leroy J.-F., 1958. Contributions à l'étude des forêts de Madagascar. *Journal d'Agriculture Tropicale et de Botanique Appliquée*, 5 : 593-595. https://www.persee.fr/doc/AsPDF/jatba_0021-7662_1958_num_5_11_2510.pdf
- Ley A. C., Hardy O. J., 2010. Species delimitation in the Central African herbs *Haumania* (Marantaceae) using georeferenced nuclear and chloroplast DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57: 859-867. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.08.027>
- Li C., Fong Y., Hong Y., 2010. Permanent genetic resources added to molecular ecology resources database 1 April 2010–31 May 2010. *Molecular Ecology Resources*, 10: 1098-1105. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02898.x>
- Makana J. R., Thomas S. C., 2005. Effects of light gaps and litter removal on the seedling performance of six African timber species. *Biotropica*, 37: 227-237. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00030.x>
- Maley J., 1996. The African rain forest – main characteristics of changes in vegetation and climate from the upper Cretaceous to Quaternary. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 104B: 31-73. <https://doi.org/10.1017/S0269727000006114>
- Maroyi A., 2008. *Khaya anthotheca* (Welw.) C.DC. In : Louppe D., Oteng-Amoako A. A., Brink M. (éds). *Ressources végétales de l'Afrique tropicale 7 (1). Bois d'œuvre 1. Traduction de : Plant Resources of Tropical Africa 7 (1). Timbers 1.* 2008. Wageningen, Pays-Bas, Fondation PROTA. <http://www.prota4u.org/search.asp> (consulté le 30/07/2015).
- Mayr E., 1942. Systematics and the origin of species, from the viewpoint of a zoologist. Harvard University Press, 215 p. <http://www.hup.harvard.edu/catalog.php?isbn=9780674862500>

- Mboma R., 2012. Caractérisation des essences forestières pour une gestion durable des ressources en Afrique centrale : le cas des andoung au Gabon. Thèse de doctorat, Muséum national d'histoire naturelle, Paris, France, 242 p. <http://www.sudoc.fr/184950473>
- Meunier Q., Moubogou C., Doucet J.-L., 2015. Les arbres utiles du Gabon. Gembloux, Belgique, Presses Agronomiques de Gembloux, 340 p. <http://hdl.handle.net/2268/183815>
- Muellner A. N., Savolainen V., Samuel R., Chase M. W., 2006. The mahogany family "out-of-Africa": Divergence time estimation, global biogeographic patterns inferred from plastid rbcL DNA sequences, extant, and fossil distribution of diversity. Molecular Phylogenetics and Evolution, 40: 236-250. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.03.001>
- Nicholson S. E., 2004. The nature of rainfall variability over Africa on time scales of decades to millennia. Global and Planetary Change, 26: 137-158. [https://doi.org/10.1016/S0921-8181\(00\)00040-0](https://doi.org/10.1016/S0921-8181(00)00040-0)
- Nikiema A., Pasternak D., 2008. *Khaya senegalensis* (Desr.) A. Juss. In : Louppe D., Oteng-Amoako A. A., Brink M. (éds). Ressources végétales de l'Afrique tropicale 7 (1). Bois d'œuvre 1. Traduction de : Plant Resources of Tropical Africa 7 (1). Timbers 1. 2008. Wageningen, Pays-Bas, Fondation PROTA. <http://database.prota.org/recherche.htm> (consulté le 01/05/2015).
- Nikles D. G., Bevege I., Dickinson G. R., Griffiths M. W., Reilly D. F., Lee D. J., 2008. Developing African mahogany (*Khaya senegalensis*) germplasm and its management for a sustainable forest plantation industry in northern Australia – progress and needs. Australian Forestry, 71: 33-47. <https://doi.org/10.1080/00049158.2008.10676269>
- Normand D., 1955. Atlas des bois de la Côte d'Ivoire. Tome 2. Nogent-sur-Marne, France, Centre technique forestier tropical (CTFT), 132 p.
- Normand D., Sallenave P., 1958. Caractéristiques et propriétés des Acajous (*Swietenia* et *Khaya*). Bois et Forêts des Tropiques, 59 : 43-52. <http://revues.cirad.fr/index.php/BFT/article/view/18724>
- Oliver D., 1868. Flora of Tropical Africa. Vol. 1. London, United Kingdom, Reeve and Co., 489 p.
- Olowokudejo J. D., Nyananyo B. L., 1990. Taxonomy of medicinal plants. I. Epidermal morphology of the genus *Khaya* (Meliaceae) in West Africa. Feddes Repertorium, 101: 401-407. <https://doi.org/10.1002/fedr.19901010714>
- Opuni-Frimpong E., 2008. *Khaya grandifoliola* C.DC. In : Louppe D., Oteng-Amoako A. A., Brink M. (éds). Ressources végétales de l'Afrique tropicale 7 (1). Bois d'œuvre 1. Traduction de : Plant Resources of Tropical Africa 7 (1). Timbers 1. 2008. Wageningen, Pays-Bas, Fondation PROTA. <http://www.prota4u.org/search.asp> (consulté le 08/09/2017).
- Oteng-Amoako A. A., 2006. 100 tropical African timber trees from Ghana: tree description and wood identification with notes on distribution, ecology, silviculture, ethnobotany and wood uses. Accra, Ghana, Graphic Packaging, 302 p.
- Pakull B., Mader M., Kersten B., Ekue M. R. M., Bouka U. G. B., Paulini M., et al., 2016. Development of nuclear, chloroplast and mitochondrial SNP markers for *Khaya* sp. Conservation Genetics Resources, 8: 283-297. <https://link.springer.com/article/10.1007/s12686-016-0557-4>
- Petit R. J., Bodénès C., Ducousso A., Roussel G., Kremer A., 2003. Hybridization as a mechanism of invasion in oaks. New Phytologist, 161: 151-164. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00944.x>
- Poorter L., Bongers F., N'Kouamé F. Y., Hawthorne W. D., 2004. Biodiversity of West African forests. An ecological atlas of woody plant species. Wageningen, Netherlands, CABI Publishing, 521 p.
- Reynolds T., 2007. The evolution of chemosystematics. Phytochemistry, 68: 2887-2895. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2007.06.027>
- Rieseberg L. H., Wood T. E., Baack E. J., 2006. The nature of plant species. Nature, 440: 524-527. <https://www.nature.com/articles/nature04402>
- Rieseberg L. H., Willis J. H., 2007. Plant speciation. Science, 317: 910-914. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2442920/>
- Sawyer J., 1996. Le commerce du bois. In: Sayer J. A., Harcourt C. S., Collins N. M. (eds). L'atlas pour la conservation des forêts tropicales d'Afrique. Édition française, Doumenge C. (éd.). Paris, France, Jean-Pierre de Monza et UICN France, 55-60.
- Sexton G. J., Frere C. H., Dieters M. J., Godwin I. D., Prentis P. J., 2010. Development and characterization of microsatellite loci for *Khaya senegalensis* (Meliaceae). American Journal of Botany, e111–e113. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000300>
- Sexton G. J., Frere C. H., Kalinganire A., Uwamariya A., Lowe A. J., Godwin I. D., et al., 2015. Influence of putative forest refugia and biogeographic barriers on the level and distribution of genetic variation in an African savannah tree, *Khaya senegalensis* (Desr.) A. Juss. Tree Genetics & Genomes, 11: 103. <https://link.springer.com/article/10.1007/s11295-015-0933-3>
- Sosef M., Dauby G., Blach-Overgaard A., van der Burgt X., Catarino L., Damen T., et al., 2017. Exploring the floristic diversity of tropical Africa. BMC Biology, 15: 15. <https://doi.org/10.1186/s12915-017-0356-8>
- Staner P., Gilbert G., 1958. Meliaceae. In : Robyns W., Staner P., Demaret, F., Germain R., Gilbert G., Hauman L., et al. (éds). Flore du Congo Belge et du Ruanda-Urundi. Spermatophytes, volume 7. Bruxelles, Belgique, Institut national pour l'étude agronomique du Congo belge (INEAC), 174-180
- Styles B. T., White F., 1991. Meliaceae. In: Balkema A. A. (ed.). Flora of tropical East Africa. Kew, United Kingdom, Royal Botanic Gardens, 68 p.
- Tailfer Y., 1972. Les « Acajous » de la forêt dense zaïroise. Leur identification forestière. Tervuren, Belgique, Musée royal de l'Afrique centrale, Annales série IN-8-Sciences économiques, 8 : 51 p.
- Taylor C. J., 1960. Synecology and silviculture in Ghana. Edinburgh and London, United Kingdom, Thomas Nelson and Sons Ltd, 418 p.
- Taylor D. A. H., 1984. The chemistry of the limonoids from Meliaceae. Fortschritte der Chemie organischer Naturstoffe, 45: 1-102. https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-7091-8717-3_1
- Thirakul S., 1989. Manuel de dendrologie des forêts denses de la République Centrafricaine. Québec, Canada, Poulin Thériault, 683 p.
- Thirakul S., 1990. Manuel de dendrologie des savanes boisées du Cameroun. Québec, Canada, Poulin Thériault, 523 p.
- UICN, 2017. Catégories et critères de l'UICN pour la Liste Rouge. <http://www.iucnredlist.org/> (consulté le 15/05/2017).
- Van Wyk B., Van Wyk P., 2013. Field guide to trees of southern Africa. Second edition revised. Cape Town, South Africa, Struik Nature, 732 p.
- Vivien J., Faure J.-J., 2011. Arbres des forêts denses d'Afrique centrale. Clohars Carnoët, France, Ngula Kerou, 945 p.
- Voorhoeve A. G., 1965. Liberian high forest trees. A systematic botanical study of the 75 most important or frequent high forest trees, with reference to numerous related species. Wageningen, Netherlands, Centrum voor Landbouwpublikaties en Landbouwdocumentatie, 416 p.
- Wieringa J. J., 1999. *Monopetalanthus* exit. A systematic study of *Aphanocalyx*, *Bikinia*, *Icuria*, *Michelsonia* and *Tetraberlinia* (Leguminosae, Caesalpinioideae). Wageningen Agricultural University Papers, 99: 1-320. <http://library.wur.nl/WebQuery/wurpubs/63688>

Bois et Forêts des Tropiques - Revue scientifique du Cirad



Cirad - Campus international de Baillarguet, 34398 Montpellier Cedex 5, France - Contact : bft@cirad.fr - ISSN : L-0006-579X